Séance du 11 juin 1918.

PRÉSIDENCE DE M. CLÉMENT, VICE-PRÉSIDENT

M. Roule s'excuse de ne pouvoir assister à la séance.

M. Chevreux écrit que sa santé reste chancelante : « Aurai-je la force de faire le voyage de France cette année? En tous cas, ne manquez pas, je vous prie, de dire à nos collègues combien je regrette mon éloignement et combien je suis de cœur avec eux ».

Ouvrages offerts

Buen (D. Odón de). — El instituto español de oceanografia y sus primeras campañas (*Trabajos de oceanografia dirigidos por el doctor Odón de Buen*, Madrid, 1916, 65 p. in-4°).

Buen y Lozano (Rafael). — Estudio batilitológico de la bahia de Palma de Mallorca (*Ibid.*, 1916, 132 p., 1 carte).

Id. — Estudio do los fondos del Mediterráneo recogidos durante las campañas del « Vasco Nuñez de Balboa », realizadas en 1914 y 1915 (*Ibid.*, 1916, 63 p.).

Hernández (D. Jaime Ferrer). — Investigaciones quimicas. Campañas del « Balboa » por el Mediterráneo en 1914-1915 *Ibid.*, Madrid, 1916, 46 p. in-4°).

Jousseaume (Dr. F.). — Genèse de la calcédoine et, selon toute probabilité, celle du diamant (Paris, Fleury, 1918, 12 p.).

Zulueta (Antonio de). — Promitosis y sindiéresis, dos modos de división nuclear coexistentes en Amebas del grupo *limax* (*Trabajos de Museo nacional de ciencias naturales*, serie zoologica, n° 33, 1917).

APERÇU DES PRINCIPES QUI DOIVENT RÉGIR LA CLASSIFICATION NATURELLE DES ESPÈCES DU GENRE *RANA*

PAR

G. A. BOULENGER

Occupé d'une revision du genre *Rana*, embrassant environ 195 espèces à l'heure actuelle (1), j'ai dû, pour m'orienter dans le classement de ce vaste assemblage de formes si variées et pour parvenir à les grouper autant que possible selon leurs liens naturels ou phylogéniques, me poser la question d'un

(1) Près du double du nombre admis en 1882 (Boulenger, *Catal. Batr. Ecaud. Brit. Mus.)*, après exclusion des espèces de Madagascar, qui en ont été retirées pour former le genre *Mantidactylus* Blgr.

prototype à établir théoriquement en vue de dégager la classification de l'empirisme qui a prévalu si longtemps.

La division des Anoures Phanéroglosses en Arcifères et en Firmisternes est si parfaitement naturelle, les premiers représentant le type primitif, comme le démontre l'ontogénie des seconds, qu'aucune objection sérieuse n'a encore été faite à cette classification, universellement adoptée, tout au moins dans ses grandes lignes, c'est-à-dire en laissant de côté, si l'on veut, le petit groupe nettement caractérisé des Discoglossides, qu'on a proposé d'opposer à tous les autres Phanéroglosses. Par contre, la plupart des caractères mis en avant pour la séparation des familles, tels que la présence ou l'absence des dents, du tympan, des disques terminaux des doigts, la forme cylindrique ou aplatie et dilatée des apophyses transverses de la vertèbre sacrée, le mode d'articulation des vertèbres, ont ou bien perdu toute valeur ou ne peuvent plus être employés qu'avec certaines restrictions qui affectent, hélas, la rigidité des définitions.

Parmi les Arcifères, les Cystignathides, caractérisés, à quelques exceptions près, par la présence de dents à la mâchoire supérieure et la forme cylindrique des apophyses transverses de la vertèbre sacrée (1), se rapprochent le plus des Ranides et je ne vois aucune raison pour ne pas les en considérer comme les ancêtres directs. La ceinture pectorale de certaines Grenouilles d'Afrique, dont je parlerai plus loin, fournit un appui de plus à cette hypothèse.

Il est intéressant de constater que, dans leur distribution, les Cystignathides et les Ranides se divisent le monde selon les vues émises il y a cinquante ans par Huxley (Arctogée et Néogée). L'Amérique du Sud et l'Australie sont le domaine des premiers, l'Europe, l'Asie, l'Afrique et l'Amérique du Nord celui des seconds. Tous deux sont mélangés dans l'Amérique Centrale ; une espèce de *Rana* (s'étendant jusqu'au Mexique) et quelques petits genres de la même famille ont pénétré dans l'Amérique du Sud jusqu'au Brésil et au Pérou ; une espèce de *Rana* (connue aussi de la Nouvelle Guinée) se rencontre à l'extrême nord de l'Australie ; tandis que les Cystignathides ont un

(1) *Eupemphix* Stdr. n'est qu'un *Paludicola* Wagl. sans dents, comme *Pseudophryne* Fitz. vis-à-vis de *Crinia* Tsch.; *Cryptotis* Gthr., *Hyperolia* Gray et *Chiroleptes* Gthr. ont les apophyses sacrées un peu dilatées et sont ainsi reliés aux Pélobatides, *Batrachopsis* Blgr. formant le trait d'union entre les deux familles,

représentant en Nouvelle Guinée et, chose fort remarquable, un autre en Afrique : le curieux *Heleophryne*, découvert au Cap de Bonne-Espérance il y a vingt ans.

Avant de discuter la valeur relative des caractères spécifiques dans le genre *Rana*, je vais définir, à l'aide du synopsis suivant, les neuf sous-genres dans lesquels je répartis les nombreuses espèces.

I. Clavicules fortes, droites ou faiblement courbées, horizontales ou dirigées en avant, étroitement séparées sur la ligne médiane.

A. Doigts et orteils non dilatés à l'extrémité ou à dilatations dépourvues de sillon.

1. Tympan présent ; squamosal séparé du maxillaire.

a. Métatarsiens externes séparés par la palmure tout au moins dans leur moitié distale :

Rana, *sensu stricto*. Type : *R. temporaria* L. 14 espèces eurasiatiques (1), 22 américaines, 11 africaines, 45 indo-malaises, 1 papoue.

b. Métatarsiens externes réunis ou séparés seulement à leur extrémité distale ; omosternum fourchu à la base :

Tomopterna D. et B. Type : *T. Delalandii* D. et B. 4 espèces africaines, 4 indiennes. Formes fouisseuses, à l'instar des Pélobates et des Scaphiopes, reliées à *Rana* (groupe de *R. tigrina-limnocharis*) par *R. rufescens* Jerd., de l'Inde.

2. Tympan présent ; squamosal uni par suture au maxillaire.

a. Métatarsiens externes complètement réunis ; omosternum entier :

Pyxicephalus Tsch. Type unique : *P. adspersus* Tsch., d'Afrique. Forme fouisseuse comme les précédents, probablement dérivée d'un autre groupe de *Rana*, dont l'espèce africaine *R. fuscigula* D. et B. peut donner une idée.

(1) J'adopte ici comme limite des régions eurasiatique et indo-malaise une ligne tirée de la Palestine à travers le nord de la Perse, les monts Hindou Couch et Karakorum, jusques et y compris le Yang-tsé-Kiang, limite répondant mieux aux besoins de l'étude de la distribution des Batraciens Anoures que celles qui ont généralement cours pour d'autres groupes d'animaux.

b. Métatarsiens externes séparés dans le tiers ou le quart distal ; omosternum fourchu à la base :

AUBRIA Blgr. Type unique : *R. subsigillata* A. Dum., d'Afrique, probablement dérivé du groupe de *R. tigrina*, comme les *Tomopterna*, mais dans une autre direction.

3. Pas de tympan ; métatarsiens externes séparés dans le tiers ou le quart distal ; omosternum entier :

NANORANA Gthr. Type unique : *N. Pleskei* Gthr., du Tibet, se rattachant au groupe de *R. Liebigii* Gthr. par *R. Blanfordii* Blgr., de l'Himalaya.

B. Orteils, souvent aussi les doigts, dilatés à l'extrémité, les dilatations ou disques portant un sillon horizontal en forme de croissant ou de fer-à-cheval.

1. Métatarsiens externes réunis ou séparés seulement dans leur tiers distal ; omosternum fourchu à la base :

DISCODELES Blgr. Type : *R. Guppyi* Blgr. — 6 espèces indo-malaises, 3 mélanésiennes. Relié à *Rana* (groupe de *R. grunniens*), conduit à *Cornufer* Tsch. et *Platymantis* Gthr., genres indo-malais, papous et mélanésiens.

2. Métatarsiens externes séparés tout au moins dans leur moitié distale ; omosternum entier :

HYLORANA Tsch. Type : *R. erythræa* Schleg. — 1 espèce africaine, 58 espèces indo-malaises, 5 papoues et mélanésiennes. Ce sous-genre est complètement relié à *Rana* (groupe de *R. temporaria*) et conduit aux genres indo-malais *Staurois* Cope et *Simomantis* Blgr.

II. Clavicules très minces, courbées ou dirigées obliquement en arrière, largement séparées sur la ligne médiane.

A. Métatarsiens externes réunis ; omosternum entier :

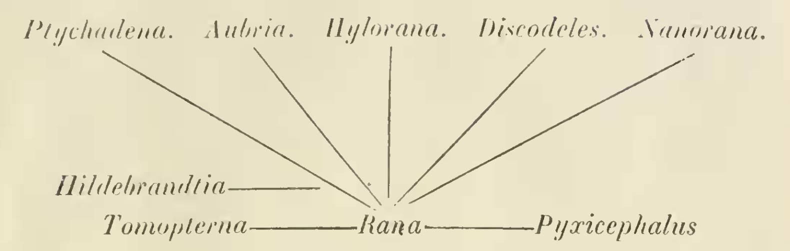
HILDEBRANDTIA Nieden. Type : *R. ornata* Peters. — 7 espèces d'Afrique. Formes fouisseuses.

B. Métatarsiens externes séparés ; omosternum fourchu à la base ; phalangette en forme de griffe :

PTYCHADENA Blgr. Type : *R. mascareniensis* D. et B. — 16 espèces d'Afrique.

Ces deux derniers sous-genres sont probablement dérivés, en séries divergentes, d'un type ancestral commun se rattachant au sous-genre *Rana*.

Le schéma suivant exprime les rapports de ces sous-genres tels que je les conçois.



Après que j'aurai donné, un peu plus loin, quelques explications au sujet du squelette, on comprendra mieux les raisons qui justifient cet arrangement. Mais je dois d'abord dire quelques mots des caractères externes.

Je considère la séparation des métatarsiens comme la condition la plus primitive. Ce caractère n'est pas, comme on pourrait croire, corrélatif du développement de la palmure des orteils; c'est ce que prouvent une foule d'espèces à palmure très réduite (*R. brevipalmata* Peters, *fasciata* Tsch., *macrodactyla* Gthr., *hunoderma* Blgr., par exemple). Dans certaines séries qui aboutissent à des types fouisseurs à métatarsiens réunis, comme *Rana* (groupe de *R. tigrina* et *limnocharis*) et *Tomopterna*, ainsi que dans celle qui conduit du premier (groupe de *R. grunniens*) à *Discodeles*, la direction de l'évolution est facile à saisir ; l'inverse est inconcevable.

Dans toutes les séries de formes voisines dont les tendances sont clairement indiquées, nous pouvons constater la réduction graduelle de la membrane entre les orteils ; les espèces à palmure complète sont donc les moins spécialisées en ce qui concerne ce caractère.

Inutile de faire observer que la dilatation terminale des doigts et des orteils (ceux-ci ont une tendance à anticiper ceux-là sous ce rapport) est une spécialisation, conduisant aux disques scansoriels, parfois très grands, des espèces adaptées à la vie arboricole, adaptation dont nous retrouvons des exemples dans presque toutes les familles d'Anoures.

La Grenouille primitive devait avoir un tympan bien développé, recouvert d'une peau très mince, comme c'est le cas chez la plupart des espèces. Celles qui se groupent autour de *R. Liebigii* Gthr. nous font voir l'atrophie graduelle de l'appareil auditif : après avoir été réduit et caché sous la peau

épaissie, le tympan finit par disparaître complètement chez le type dégénéré (réduction des dents vomériennes, fontanelle fronto-pariétale) qui constitue à lui seul le sous-genre *Nanorana*. Ici encore, il n'y a pas à craindre de se méprendre sur la direction de l'évolution et il en est ainsi dans d'autres familles, où le même fait se constate et exige la même interprétation.

Enfin, les amas glanduleux du dos ont souvent une tendance à se grouper pour former des renflements longitudinaux, d'abord irréguliers, puis définitivement localisés, tel que le bourrelet dorso-latéral, s'étendant depuis l'œil au-dessus du tympan jusqu'à l'aîne, qui caractérise un grand nombre d'espèces des sous-genres *Rana*, *Hylorana* et *Ptychadena*. Cependant, après avoir été ainsi localisé, ce renflement glanduleux peut de nouveau disparaître, comme semblent le démontrer certaines espèces de *Hylorana* qui en sont privées ou qui n'en conservent que des vestiges, comme pour nous éclairer sur leur genèse ; il est donc nécessaire ici de distinguer, d'après l'ensemble des caractères, ce qui est primaire de ce qui est secondaire.

Avant d'exposer la valeur qu'il convient d'attacher aux modifications ostéologiques qui m'ont servi à définir les espèces et à les grouper, je dois observer que je me suis borné à utiliser des caractères qu'il est possible de constater, sans trop de difficulté, sur des spécimens en alcool, soit en soulevant la peau, généralement peu adhérente, qui recouvre le crâne, soit en pratiquant une incision le long de la poitrine permettant, après enlèvement des muscles, d'examiner la ceinture pectorale. Il existe bien d'autres différences importantes entre les espèces, telles que celles que fournit la colonne vertébrale (1), mais leur étude nécessite la préparation de squelettes et elles ne se prêtent par conséquent pas aussi bien aux exigences pratiques de la systématique.

Ces caractères ostéologiques sont tirés du crâne, de la ceinture pectorale et des phalangettes.

Dans tous les grands genres des diverses familles d'Anoures, le crâne présente, selon les espèces, des modifications si considérables qu'au premier abord on a peine à comprendre, en vue de l'importance qu'on attache à des différences bien moindres dans

(1) Voir G. E. Nicholls, *P. Zool. Soc. Lond.* 1915, p. 603.

la systématique des Vertébrés supérieurs, et même des Reptiles, que de tels caractères ne soient pas reconnus d'ordre générique, comme le jugeait Cope (1). C'est ainsi, pour citer un exemple bien connu, que nos deux Pélobates de France, *Pelobates fuscus* et *cultripes*, pourtant si voisins l'un de l'autre, ont été séparés génériquement parce que le crâne à casque rugueux et à exostose dermique du premier s'est modifié chez le second au point de former une voûte entourant complètement l'orbite et recouvrant la tempe, sorte de retour, en apparence seulement, à l'état ancestral des Batraciens (Stégocéphales).

On pourrait procéder de même, et l'on en a fait l'essai, au démembrement des genres *Bufo* et *Hyla*, à écarts plus frappants encore, puisque dans les limites de chacun d'eux nous rencontrons des espèces à casque osseux à côté d'autres dont l'ossification crânienne est réduite au point de laisser à découvert une grande fontanelle entre les fronto-pariétaux (*Bufo calamita* et *Hyla arborea* par exemple). Je citerai un autre exemple. J'ai été le premier (2) à signaler avec précision les modifications du crâne chez les Ranides du genre *Rhacophorus* Kuhl confondus sous le nom de *Rh. maculatus* Gray, dont la forme type ressemble sous ce rapport à la plupart des *Hylorana*, tandis que d'autres nous montrent une expansion des fronto-pariétaux, accompagnée d'exostose dermique et d'oblitération de la suture sagittale, rappelant l'état des choses chez le Pélobate brun ; il en est d'autres encore où ces mêmes os sont prolongés latéralement en arrière pour former une arcade les reliant aux squamosaux. L'importance systématique de ces modifications est cependant atténuée par l'existence de formes intermédiaires, sur lesquelles je n'ai pas manqué d'attirer l'attention, et les types que j'ai distingués spécifiquement sont voisins à tel point qu'il a été proposé dernièrement (3) de ne plus leur accorder que le rang de sous-espèces. Cet exemple, à lui seul, suffit à justifier les principes que j'ai suivis en traitant du genre *Rana*, dont le crâne présente, selon les espèces, de très fortes déviations de l'état normal.

Ces expansions des fronto-pariétaux et des squamosaux, auxquelles je viens de faire allusion, représentent bien certaine-

(1) E. D. Cope, Origin of the Fittest, p. 218, pl. IV, V (1887).
(2) *P. Zool. Soc. Lond.* 1889, p. 27, fig.
(3) N. Annandale, *Rec. Ind. Mus.*, VIII, 1912, p. 14.

ment un écart du type primitif, comme l'est aussi, inversement, la réduction des mêmes os et des nasaux ; en ce qui concerne celle-ci, les espèces vivantes de la petite famille des Discoglossides nous en fournissent la preuve décisive.

Le genre *Discoglossus*, qui doit être considéré comme le plus primitif de la famille, à cause des côtes plus développées, se rapproche du prototype idéal et l'emporte sur les autres par l'ossification du crâne : les nasaux sont très grands et en contact avec les fronto-pariétaux, qui ne laissent à découvert qu'une très petite fontanelle. Les espèces européennes du genre *Bombinator*, très proche de *Discoglossus*, nous montrent au contraire un crâne des plus faiblement ossifié : les nasaux sont beaucoup moins grands, les fronto-pariétaux sont réduits à d'étroites lames bordant une énorme fontanelle, et, exception rare chez les Batraciens, les palatins font défaut. Or, la découverte d'une espèce d'Yunnan, qu'en raison de sa taille j'ai nommée *B. maximus*, vient prouver, s'il était nécessaire, que la réduction des os du crâne, associée au nanisme des deux espèces d'Europe, est une dégradation, car nous trouvons que chez elle les fronto-pariétaux sont beaucoup plus développés en même temps que les palatins ont persisté tout à fait normaux.

Dans le type du genre *Rana*, *R. temporaria*, les nasaux sont assez petits, séparés l'un de l'autre et des fronto-pariétaux, qui laissent à découvert une partie considérable de la lame supérieure de l'ethmoïde, caractères qui peuvent s'accentuer encore dans le même sous-genre ainsi que dans celui des *Hylorana*, dont plusieurs espèces ont les nasaux extrêmement réduits et l'ethmoïde encore plus à découvert. *R. esculenta* se rapproche déjà plus de ce que nous trouvons chez *R. Catesbiana* de l'Amérique du Nord et surtout chez diverses espèces indo-malaises, telles que *R. hexadactyla*, *tigrina*, *grunniens*, *Kuhlii*, ainsi que chez celles du sous-genre *Discodeles*, chez lesquelles les nasaux sont très grands et s'unissent par suture aux fronto-pariétaux, recouvrant entièrement l'ethmoïde. Ce dernier état représente à mon avis le type primitif, dont s'écartent, en sens inverse, d'une part bon nombre de *Rana* (s. str.), les *Tomopterna*, les *Hylorana*, les *Hildebrandtia*, les *Ptychadena* (réduction des nasaux et des fronto-pariétaux), d'autre part *Aubria* et *Pyxicephalus*, dont l'ossification dépasse l'état considéré comme normal, les nasaux et les fronto-pariétaux du premier étant creusés de

fossettes, comme grêlés, avec tendance à adhérer aux téguments, condition réalisée au plus haut point par le second, dont les fronto-pariétaux très rugueux s'étalent en ailes latérales ; ces deux types ont en outre ceci en commun que l'apophyse zygomatique du squamosal forme une lame qui s'unit par suture au maxillaire, encore un écart du type primitif. Enfin, second type de réduction, *R. Pleskei* (sous-genre *Nanorana*) a les nasaux assez petits mais en contact entre eux et les fronto-pariétaux sont largement séparés sur la ligne médiane.

J'ai déjà indiqué, dans le synopsis des sous-genres, les principales modifications de la ceinture pectorale, dont la plus importante (réduction des clavicules) est propre à des espèces africaines. Toutes les espèces eurasiatiques et américaines s'accordent avec le type bien connu de *R. temporaria* et *esculenta*. Mais parmi celles des autres régions nous rencontrons souvent une modification qui consiste en une bifurcation de la base du style osseux de l'omosternum (épisternum) qui lui donne la forme d'un Y renversé ; quelques espèces du sous-genre *Hylorana* laissent voir parfois une faible échancrure à la base de cet os, établissant ainsi le passage entre les deux types. Ce caractère du type fourchu semble fixé dans certains groupes de *Rana* (groupes de *R. hexadactyla*, *tigrina*, *grunniens*, *Kuhlii*, *malabarica*, *fasciata*) et dans les sous-genres *Tomopterna*, *Discodeles*, *Aubria* et *Ptychadena*. Je m'appuie sur ce caractère pour apprécier les rapports phylogéniques, considérant la forme fourchue comme dérivée de la forme simple, qui doit avoir été le premier état réalisé par l'omosternum, dont l'ossification ne se rencontre pas en dehors des Ranides, avec la seule exception de certains *Hyla* chez lesquels elle apparaît comme caractère sexuel secondaire des mâles (1).

Quant à la réduction des clavicules (*Hildebrandtia*, *Ptychadena*), nous la retrouvons chez les Engystomatides et les Dyscophides, où elle conduit, par degrés, à leur suppression totale. Ici encore, la direction de l'évolution est clairement indiquée.

En admettant la dérivation des Ranides des Cystignathides, il faut reconnaître qu'un hiatus très considérable sépare la ceinture pectorale de ceux-ci de celle d'un *Rana* adulte du type avec lequel nous sommes familiers : au lieu de diverger vers la

(1) Boulenger, *Zool. Jahrb.*, XV, Suppl., 1912, p. 213.

ligne médiane, où ils sont reliés par l'énorme cartilage épicoracoïde, la clavicule et le coracoïde de nos Grenouilles sont à peu près parallèles et se touchent ou ne sont que très étroitement séparés dans le plan sagittal, le cartilage étant fort réduit. Et pourtant, chose qu'on ignorait, il existe en Afrique trois espèces, à omosternum entier, chez lesquelles la clavicule et le coracoïde divergent vers la ligne médiane, où ils sont largement séparés l'un de l'autre par un cartilage épicoracoïde très considérable ; c'est la ceinture la plus primitive dans le genre *Rana*. Les espèces auxquelles je fais allusion sont *R. Beccarii* Blgr. (Erythrée, Abyssinie), *brevipes* Peters (Guinée, Gabon) et *goliath* Blgr. (Cameroun).

Je ne dirai que quelques mots des phalangettes, en ayant traité tout récemment (1). La forme la plus primitive est simplement pointue (*R. hexadactyla*) ; une légère expansion terminale (*R. temporaria*) s'accentue avec le degré de dilatation des doigts, jusqu'à donner à l'os la forme d'un T (*R. chalconota*), dont la branche transversale peut même excéder en longueur la branche longitudinale (*R. latopalmata*). La forme en griffe (*Ptychadena*) est une autre spécialisation, en sens inverse.

Après cette revue des caractères, j'aborde enfin la question du prototype. Comme c'était à prévoir, aucune des espèces vivantes ne présente à la fois tous les caractères requis. *R. hexadactyla*, de l'Inde, les réunit cependant presque tous : métatarsiens externes séparés jusqu'à la base, doigts et orteils pointus, ceux-ci à palmure complète, tympan distinct, absence de bourrelet dorso-latéral, os nasaux très grands, formant suture avec les fronto-pariétaux et recouvrant entièrement l'ethmoïde ; mais les clavicules sont parallèles aux coracoïdes et l'omosternum est fourchu à la base. Les espèces africaines à ceinture pectorale plus primitive, citées plus haut, s'écartent du prototype par les orteils dilatés à l'extrémité, le tympan caché ou peu visible, les os nasaux moins grands, en contact sur la ligne médiane (*R. Beccarii*) ou non. Cependant *R. hexadactyla* et *R. Beccarii* ne semblent pas très éloignés l'un de l'autre, ils sont en quelque sorte reliés, morphologiquement et géographiquement, par *R. cyanophlyctis*, dont l'habitat s'étend de l'Inde au sud de l'Arabie, et l'on peut très bien se les

(1) *C. R. Ac. Sci.*, CLXV, 1917, p. 987.

figurer dérivés d'un ancêtre commun très proche du type primitif idéal ; aussi nous serviront-ils de point de départ pour la classification des espèces.

On peut alors rattacher *R. tigrina* et *R. grunniens*, chefs de file de séries d'espèces, à *R. hexadactyla* ; reconnaître en *R. catesbiana* le type le plus primitif des régions septentrionales ; enfin classer plus rationnellement que par le passé, les formes qu'embrassent les divers sous genres et essayer d'en déterminer la genèse, à l'aide des principes dont je viens de tracer les grandes lignes et dont j'espère pouvoir un jour exposer l'application dans tous ses détails.
